植 物 分 类 学 报 31 (5): 405 — 412 (1993)
Acta Phytotaxonomica Sinica

落叶松属的核型及系统位置的研究*

李林初
(复旦大学生物系，上海 200433)

STUDIES ON THE KARYOTYPE AND SYSTEMATIC POSITION OF *LARIX* MILL. (PINACEAE)

LI LIN-CHU
(*Department of Biology, Fudan University, Shanghai* 200433)

Abstract The present paper reports the karyotype of *Larix potaninii* Batal. endemic to China, and discuss classification of *Larix* and its systematic position in the Pinaceae based on karyotype and other data. The karyotypic formula of the species is K(2n) = 24 = 12m + 8sm + 4st, which belongs to Stebbins' 2A type and the chromosome complement of relative length is $2n = 24 = 4L + 8M_2 + 8M_1 + 4S$. The karyotype of the genus *Larix* (10 species) is composed of six pairs of longer metacentric chromosomes and six pairs of shorter submetacentric or subtelocentric chromosomes with arm ratio > 2. This karyotype is an advanced one. It seems that Sect. Multiserales is more advanced than Sect. Larix. On the basis of the comparison among the karyotypes of pinaceous genera, the author finds that *Larix* and *Pseudotsuga* are much more closely related to each other than any of them to the others. Therefore, it may be more appropriate to group these two genera into Subfamily Laricoideae, which is a more advanced one. The conclusion is also supported by the data from morphology, anatomy, palynology, biochemistry, palaeobotany and so on.

Key words *Larix potaninii*; *Larix*; Laricoideae; Pinaceae; Karyotype; Systematics

摘要 本文分析了我国特产树种红杉 *Larix potaninii* 的核型，K(2n)=24=12m+8sm+4st，属 2A 类型，染色体相对长度组成为 $2n=24=4L+8M_2+8M_1+4S$。落叶松属植物 (10 种)的核型由 6 对较长的中部着丝粒染色体和 6 对较短的、臂比大于 2 的近中或近端着丝粒染色体构成，这是较为进化的核

* 国家自然科学基金资助项目。
承四川省马尔康种子检验站提供试验用种子，复旦大学生物系摄影室傅文瑜同志协助显微摄影和洗印照片，谨此一并致谢。
1991－07－08 收稿。

型，其中红杉组 Sect. Multiserales 则似有比落叶松组Sect. Larix 更进化的趋势。根据松科各属核型的比较，作者发现落叶松属和黄杉属非常近缘而与其他属较为疏远，因此由它们组成落叶松亚科可能较为合适，这是一个较进化的亚科。该结论也得到形态学、解剖学、孢粉学、生物化学及古植物学等方面资料的支持。

关键词 红杉；落叶松属；落叶松亚科；松科；核型；系统学

松科 Pinaceae 的落叶松属 *Larix* Mill 约含18种，分布于北半球的欧洲、亚洲及北美洲(郑万钧、傅立国 1978)。该属的细胞学研究已见张敩方等(1985)、Sax 和 Sax (1933)、Simak (1966)、Hizume (1988)、王翠华(1980)等对有关种进行了核型观察，它的系统位置则未见作过深入讨论。

本文进行了我国特产树种红杉 *Larix potaninii* Batalin 的核型分析，结合其他学者的细胞学资料作了科内分类群间的比较，提出了落叶松属组间的进化趋势，并联系形态学、解剖学、孢粉学、生物化学、古植物学等的研究结果探讨了该属的系统位置，为研究松科的系统演化积累资料。

材 料 和 方 法

试验用红杉种子由四川省马尔康种子检验站 1990 年提供，凭证标本存复旦大学植物标本室。

种子用 60 ℃ 温水浸泡后于 40 ℃ 下保温 4 — 5 小时，置培养皿湿润滤纸上 25 ℃ 保湿培养。将 1cm 左右长的根经 0.002mol/L 的 8－羟基喹啉液预处理 5 — 6 小时后用 3 : 1 的 95% 乙醇－冰乙酸溶液固定 24 小时，在 1mol/L HCl 液 60 ℃ 解离 5 分钟后按常规程序制片，改良苯酚品红液染色。染色体测量数据取 5 个细胞的平均值。

染色体相对长度系数 I.R.L.、核型不对称系数 As · K% 的计算，染色体类型和核型类型的划分方法见前文(李林初 1986)。

观 察 结 果

(一) 红杉的核型分析

从 50 个细胞分裂相确定红杉的体细胞染色体数为 2n＝24，与王翠华(1980)、Hizume (1988)的结果相同。未见染色体非整倍性变异和多倍现象，也未见 B 染色体。红杉的染色体长度、臂比和类型见表 1，染色体核型及模式图见图 1。由图、表可见红杉的核型为 $K(2n)=24=12m+8sm+4st$，染色体相对长度组成为 $2n=24=4L+8M_2+8M_1+4S$，表明有 6 对较长的中部着丝粒染色体和 6 对较短的、臂比大于 2 的近中或近端着丝粒染色体，其中 2 号染色体的短臂和 4 号染色体的长臂各具一个次缢痕。本结果与王翠华(1980)报道红杉核型具 5 个中央着丝粒染色体、3 个近中着丝粒染色体和 4 个近端着丝粒染色体有一定差异。红杉核型的染色体长度比(最长 / 最短)为 1.96，臂比大于 2 的染色体有 6 对，占 0.5，为 2A 类型。平均臂比值为 1.99，As · K % = 61.16。

(二) 落叶松属植物的核型资料

笔者将张敩方等(1985)、Simak (1966)、Hizume (1988)等报道有关种的核型或

表1　红杉的染色体长度、臂比和类型

Table 1　The lengths, arm ratios and types of chromosomes of *Larix potaninii*

序号 No.	相对长度(%) Relative length (%)			相对长度系数 Index of relative length (I.R.L.)	臂比 Ratio of arms (long arm/short arm)	类型 Type
	短臂 Short arm	长臂 Long arm	全长 Total			
1	5.23	6.32	11.55	1.39 (L)	1.21	m
2	1.81+3.36	5.59	10.76	1.29 (L)	1.08	m
3	4.76	5.38	10.14	1.22 (M_2)	1.13	m
4	4.78	5.20	9.98	1.20 (M_2)	1.09	m
5	4.58	2.92+2.11	9.61	1.15 (M_2)	1.10	m
6	4.08	4.89	8.97	1.08 (M_2)	1.20	m
7	1.85	5.55	7.40	0.89 (M_1)	3.01	st
8	1.89	4.81	6.70	0.80 (M_1)	2.55	sm
9	1.49	5.20	6.69	0.80 (M_1)	3.49	st
10	1.90	4.43	6.33	0.76 (M_1)	2.34	sm
11	1.63	4.34	5.97	0.72 (S)	2.67	sm
12	1.48	4.42	5.90	0.71 (S)	2.98	sm

染色体资料经有关处理和计算后，连同本文的结果按红杉组 Sect. Multiserales 和落叶松组 Sect. Larix 列入表2。可见红杉、日本落叶松 *L. kaempfeeri*、华北落叶松 *L. principis-rupprechtii* 均有2个作者的不同研究结果，这可能与不同的具体实验条件及核型分析操作过程中的误差有一定联系。为了客观地反映该属的核型资料，将这些不同结果一并列入。

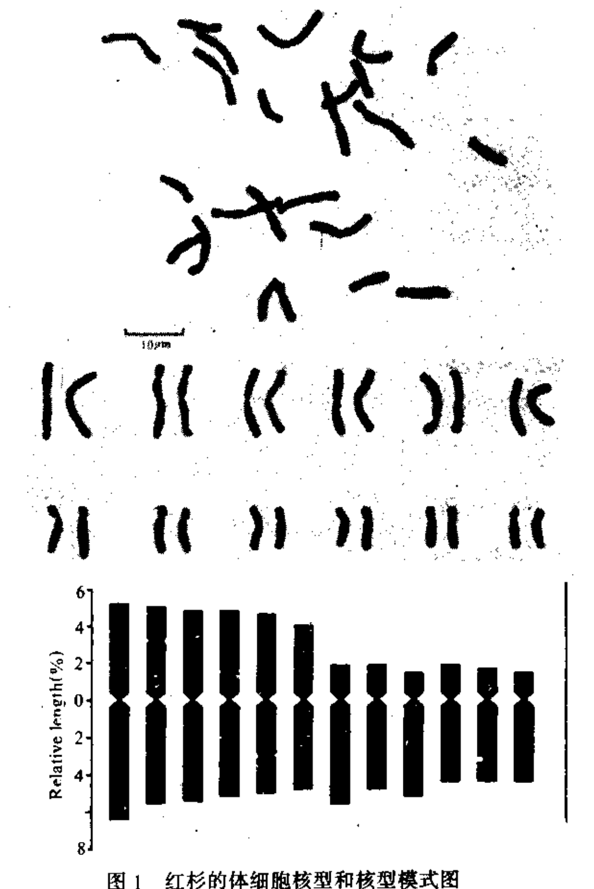


图1　红杉的体细胞核型和核型模式图

Fig.1　Somatic karyotype and idiogram of *Larix potaninii*

讨　　论

(一) 落叶松属的核型

由表1、图1可见红杉核型的1—6号为具中部着丝粒(m)的较长染色体(L、M_2)，7—12号为具近中(sm)或近端(st)着丝粒、臂比均大于2的较短染色体(M_1、S)，这是一种两型性核型具有较高的不对称性，一般表明比较进化。从表2则可见落叶松属各个种的核型也象红杉的一样，都由

表 2 落叶松属和黄杉属的核型资料

Talbe 2 The karyotypic data of *Larix* and *Pseudotsuga*

分类群 Taxa	核型公式和染色体相对长度组成 Karyotypic formula and chromosome complement based on their relative length	平均臂化 Arm ratio in mean	染色体长度比 Ratio of the longest chromosome to the shortest	臂比 >2 的染色体比例 Proportion of chromosomes with arm ratio >2	核型类型 Type	核型不对称系数 AS · K%	作者 Author
I. *Larix*							
Sect. Multiseriales							
1. *L. griffithiana*	12m+10sm+2st $4L+8M_2+10M_1+2S$	1.97	2.14	0.50		62.38	Simak 1966
2. *L. occidentalis*	12m+12sm $2L+10M_2+10M_1+2S$	1.74	1.86	0.50	2A	59.51	Hizume 1988
3. *L. potaninii*	12m+8sm+4st $4L+8M_2+8M_1+4S$	1.99	1.96	0.50	2A	61.16	本文
	12m+12sm $4L+8M_2+8M_1+4S$	1.78	1.87	0.50	2A	59.97	Hizume 1988
Sect. Larix							
4. *L. decidua*	12m+12sm $4L+8M_2+10M_1+2S$	1.73	1.89	0.50	2A	59.75	Hizume 1988
5. *L. gmelinii*	12m+10sm+2st $2L+10M_2+6M_1+6S$	1.81	2.04	0.50	2B	60.22	张敩方等 1985
6. *L. kaempfeeri*	12m+10sm+2st $4L+8M_2+6M_1+6S$	1.88	1.96	0.50	2A	60.60	张敩方等 1985
L. leptolepis =*L. kaempfeeri*	12m+10sm+2st $2L+10M_2+6M_1+6S$	1.83	2.03	0.50	2B	60.17	Hizume 1988
7. *L. laricina*	12m+10sm+2st $2L+10M_2+10M_1+2S$	1.75	1.85	0.50	2A	59.28	Hizume 1988
8. *L. olgensis*	12m+10sm+2st $2L+8M_2+8M_1+4S$	1.81	2.06	0.50	2B	60.22	张敩方等 1985
9. *L. principis-rupprechtii*	12m+12sm $2L+10M_2+8M_1+4S$	1.66	2.08	0.50	2B	59.16	张敩方等 1985
	12m+12sm $2L+10M_2+6M_1+6S$	1.74	1.92	0.50	2A	59.63	Hizume 1988
10. *L. sibirica*	12m+12sm $6L+6M_2+10M_1+2S$	1.74	1.85	0.50	2A	60.34	张敩方等 1985
II. *Pseudotsuga*							
11. *P. forrestii*	12m+12sm $4L+8M_2+8M_1+4S$	1.64	2.13	0.50	2B	58.36	El-Kassaby 1983
12. *P. gaussenii*	12m+12sm $4L+8M_2+6M_1+6S$	1.61	2.24	0.50	2B	57.55	El-Kassaby 1983
13. *P. japonica*	12m+12sm $2L+10M_2+8M_1+4S$	1.75	1.85	0.50	2A	60.95	Hizume 1988
14. *P. macrocarpa*	12m+12sm $2L+10M_2+10M_1+2S$	1.60	1.88	0.50	2A	58.33	El-Kassaby 1983
15. *P. sinensis*	12m+12sm $4L+8M_2+6M_1+6S$	1.54	2.30	0.50	2B	56.96	El-Kassaby 1983
16. *P. wilsoniana*	12m+12sm $4L+8M_2+6M_1+6S$	1.63	2.06	0.50	2B	57.97	El-Kassaby 1983

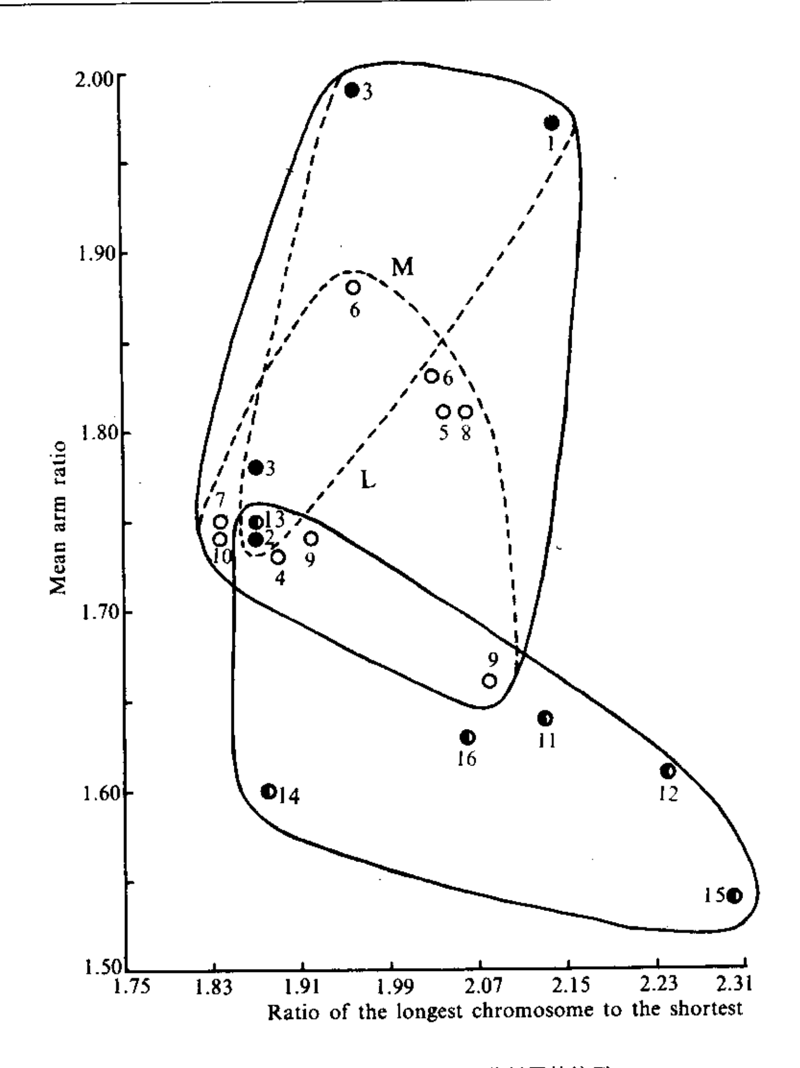


图2　落叶松属和黄杉属的核型

Fig.2　The karyotypes of *Larix* and *Pseudotsuga*

1—10　*Larix* (1—3. M: Sect. Multiseriales; 4—10. L: Sect. Larix)　1. *L. griffithiana*; 2. *L. occidentalis*; 3. *L. potaninii*; 4. *L. decidua*; 5. *L. gmelinii*; 6. *L. kaempfeeri*; 7. *L. laricina*; 8. *L. olgensis*; 9. *L. principis-rupprechtii*; 10. *L. sibirica*.

11—16　*Pseudotsuga*　11. *P. forrestii*; 12. *P. gaussenii*; 13. *P. japonica*; 14. *P. macrocarpa*; 15. *P. sinensis*; 16. *P. wilsoniana*.

6对较长染色体和6对臂比大于2的较短染色体构成，它们具有较大的染色体长度比(1.85—2.14)和平均臂比(1.66—1.99)，反映了该属核型的一致性和较高的不对称性，表明它可能是一个较为进化的分类群。该结论也得到其他学科资料的支持：管中天(1981)认为落叶松属是松科里较进化的；Florin (1963)的化石资料表明迟至中新世才出现化石的落叶松属是松科里发生得最晚的；胡志昂等(1983)把松科各属的抗原距离、酶谱距离和化石资料进行比较后也认为落叶松属发生得最迟；张金谈(1989)指出落叶松属的花粉形态是最进化的。

（二） 落叶松属组间核型的比较

美国著名植物遗传、进化学家 Stebbins (1957)指出核型不对称性的增加，反映在染色体两臂长度不等，或是同一核内染色体大小不等。因此以表2能够反映这两个"不等"的染色体平均臂比和染色体长度比为纵横坐标所作的落叶松属植物核型的坐标图(图2)，可以形象地表明它们的不对称性及相对进化程度。图中以实心圆点和空心圆点分别表示红杉组和落叶松组植物的核型，构成了以虚线表示的两个组的坐标区 M 和 L。由图2可见虽然它们有重叠，但红杉组坐标区 M 明显偏于上方，表明它的核型具有较高的平均臂比，比较不对称而具有进化的趋势，落叶松组坐标区 L 则偏于下方，它的核型具较低的平均臂比(两组的染色体长度比基本相当)，比较对称和原始。从表2两个组的核型不对称系数(As · K%)的平均值看，前者为60.76，后者为59.93，也反映了红杉组的进化趋势。

如果说凡是具有不对称核型的植物通常都在形态上专化(Stebbins 1957)的话，那末，笔者至少发现红杉组3个种的苞鳞都比种鳞长并达1.5倍，而落叶松组5个种的苞鳞都较短，只及种鳞的1/3 — 2/3左右，从而表明落叶松属内苞鳞的显著性可能是不对称核型在形态特征上的专化反映，它代表了形态上的进化性状。十分有趣的是，图2M坐标区的 *L. occidentalis* 的核型显然比同组的西藏落叶松和红杉的对称，它的苞鳞则虽伸出种鳞，但不如其他2种长达种鳞的1.5倍。L 坐标区里以日本落叶松的核型最不对称，它的苞鳞则长达种鳞的2/3左右而比组内其他各种都显著，从而进一步反映了落叶松属里核型的不对称性与苞鳞的显著度之间的相关性，同时也表明位于 M、L 坐标区重叠部分的 *L. occidentalis* 和日本落叶松可能是红杉组和落叶松组之间的过渡类型。更为有意义的是，笔者已经发现松科各属核型的不对称性与其苞鳞的显著度也有一定相关性，从而表明了这种相关性可能在松科具有普遍意义。这个现象也许不是偶然的，因为 Sterling 早在1949年就指出杉科 Taxodiaceae 球果鳞片苞片的相对显著程度在进化上具有重要意义，李林初(1990)也已发现杉科各属球果种鳞的苞鳞的相对长度与属的进化程度有关。

周鉴(1962)根据木材解剖性状认为红杉类(组)较原始，落叶松类(组)较进化，与本文的结论不一致，表明木材的解剖性状的进化可能与染色体进化是不平行的。

（三） 落叶松属的系统位置

虽然 Melchior 和Werdermann (1954)在 Pilger (1926)把松科分成松亚科 Pinoideae (仅含松属 *Pinus*)和冷杉亚科 Abietoideae (包括落叶松属等其他各属)后把落叶松属、金钱松属 *Pseudolarix* 和雪松属 *Cedrus* 另立成落叶松亚科 Laricoideae，并得到 Florin (1963)的承认及郑万钧、傅立国(1978)、Krüssmann (1985)等的采用，但从细胞学资料来看，雪松属(*Cedrus deodara*)的核型(18m + 6sm) (Hizume 1988)没有臂比大于2的染色体，也不呈两型性，远比落叶松属的对称，金钱松属(*Pseudolarix amabilis*)的核型(4sm + 40t) (Hizume 1988)由2对近中着丝粒和20对端着丝粒染色体构成，与落叶松属的差距甚大，显然表明胞核学资料不支持由落叶松属、雪松属和金钱松属组成落叶松亚科。Florin (1963)的化石资料至少表明中新世的落叶松属和晚白垩纪的金钱松属并不近缘。Niemann 等(1980)也认为这种分类是相当人为的，他们的植物化学研究结果

表明，落叶松属与金钱松属的差距很大，雪松属和冷杉属 *Abies* 近缘；胡志昂等(1984)发现落叶松属和金钱松属的种子蛋白多肽的差别很大；Frankis (1988)根据繁殖器官和营养器官的形态特征把落叶松亚科修订成由落叶松属、黄杉属和银杉属 *Cathaya* 组成。张金谈(1989)根据花粉的形态特征也认为把金钱松属和雪松属放在落叶松亚科不合适。由此可见，Melchior 和Werdermann 的落叶松亚科受到多学科资料的挑战。

笔者比较了松科各属的核型，发现唯有黄杉属(除花旗松 *Pseudotsuga menziesii*, 2n＝26)的核型(El-Kassaby 1983，Hizume 1988)(包括澜沧黄杉 *P. forrestii*、华东黄杉 *P. gaussenii*、大果黄杉 *P. macrocarpa*、黄杉 *P. sinensis*、台湾黄杉 *P. wilsoniana*、日本黄杉 *P. japonica*)也由 6 对中部着丝粒(m)的长染色体(L、M_2)和6 对近中着丝粒(sm)、臂比大于 2 的短染色体(M_1、S)构成(见表 2)，与较进化的落叶松属的核型极为相似而近缘，这样的核型构成在松科里是绝无仅有的，它们和其他各属的差异较大，这在核型进化非常缓慢的松科(Prager 等，1976)更显示了该两属间的密切亲缘关系。其他学科的研究资料也支持该细胞学结论。Flous (1936)从形态学和化石证据认为落叶松属与黄杉属相近；Doyle (1945)发现它们具有相同的传粉机制；Niemann 等(1980)、Prager 等(1976)、Price 等(1987)根据植物化学、平均抗原距离及免疫试验证据和形态特征也都认为落叶松属和黄杉属接近；Hart (1987)运用 48 个形态、解剖、胚胎、植化性状进行聚分析也表明了该两属的相近关系；Frankis (1988)则把它们(包括银杉属)纳入了修订后的落叶松亚科；张金谈(1989)发现松科中仅落叶松属和黄杉属的花粉形态为落叶松型(不具气囊和皱边)。尽管两属比较近缘，但从表 2 可见落叶松属植物核型的平均臂比值变化范围 1.66 — 1.99 显然大于黄杉属的 1.54 — 1.75 而呈较高的不对称性(松科各属核型的差异主要反映在平均臂比值上，它们的染色体长度比较为接近)，它的核型不对称系数(59.28 — 62.38)也比黄杉属的(56.96 — 60.95)大，因此落叶松属似乎更为进化些。这在图 2 中也形象地得到反映，可见实心和空心圆点组成的落叶松属坐标区明显比半实心圆点组成的黄杉属坐标区偏于上方，从而表明前者比后者进化。

鉴于上述多学科资料较一致地表明落叶松属和雪松属、金钱松属并不十分接近而与黄杉属非常近缘，笔者认为将落叶松属和黄杉属一起组成落叶松亚科可能是比较合适的，后者是松科中较进化的一个亚科。

参　考　文　献

[1] 王翠华，1980，红杉染色体组型分析。林业科技通讯，(9)：4 — 5。

[2] 李林初，1986：秃杉的细胞学研究。植物分类学报，**24** (5)：376 — 381。

[3] 李林初，1990：杉科的两条演化路线。植物分类学报，**28** (1)：1 — 9。

[4] 郑万钧、傅立国，1978：中国植物志 (第七卷)，科学出版社，北京。

[5] 张敦方、卓丽环、李懋学，1985：五种落叶松的核型研究。遗传，**7** (3)：9 — 11。

[6] 张金谈，1989：中国松科花粉形态研究。植物研究，**9** (3)：87 — 95。

[7] 周崟，1962：中国落叶松属木材解剖性质及其归类的初步研究。林业科学，**2** (2)：97 — 116。

[8] 胡志昂、王洪新、阎龙飞，1983：裸子植物的生化系统学(一)—— 松科植物的过氧化物酶。植物分类学报，**21** (4)：423 — 432。

[9] 胡志昂、刘长江、王洪新，1984：裸子植物的生化系统学(二)—— 松科植物的种子蛋白多肽。植物分类学报，**22** (5)：360 — 366。

[10] 管中天，1981：四川松杉类植物分布的基本特征。植物分类学报，**19** (4)：393 — 407。

[11] Doyle, J., 1945: Developmental lines in pollination mechanisms in the coniferales. *Sci. Proc. Royal Dublin Soc.* **24**: 43 — 62.

[12] El-Kassaby, Y. A. et al., 1983: A numerical analysis of karyotypes in the genus Pseudotsuga. *Can. J. Bot.* **61**: 536 — 544.

[13] Florin, R., 1963: The distribution of conifer and taxas genera in time and space. *Acta Horti Berg.* **20** (4): 121 — 312.

[14] Flous, F., 1936: Classification er évolution d'une groupe d'Abiétinées. *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, Tome 1, Vol. 2, Art. 17: 1 — 286.

[15] Frankis, M. P., 1988: Generic inter-relationships in Pinaceae. *Notes RBG Edinb.* **45**: 527— 548.

[16] Hart, J. A., 1987: A cladistic analysis of Conifers: Preliminary results. *Journ. Arnold Arb.* **68**: 269 — 307.

[17] Hizume, M., 1988: Karyomorphological studies in the family Pinaceae. *Mem. Fas. Educ Ehime Univ., Nat Sci.* **8**: 1 — 108.

[18] Krüssmann, G., 1985: Manual of Cultivated Conifers. Ed. 2, London.

[19] Melchior, H. and Werdermann, E. 1954: In A. Engler's Syllabus der pflanzenfamilien, Ed. 12. Gebruder Borntraeger, Berlin-Nikolussee. 329 — 332.

[20] Niemann, G. J. and H. H. Van Genderen, 1980: Chemical relationships between Pinaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* **8**: 237 — 240.

[21] Pilger, R., 1926: Coniferae. In A. Engler's Die Natürlichen pflanzenfamilien. Ed. 2, vol. 13. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 311 — 312.

[22] Prager, E. M. et al., 1976: Rates of evolution in conifers. *Evolution* **30**: 637 — 649.

[23] Price, R. A. et al. 1987: Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison. *Syst. Bot.* **12**: 91 — 97.

[24] Sax K. and H. J. Sax, 1933: Chromosome number and morphology in the conifers. *Journ. Arnold Arb.* **14**: 356 — 375.

[25] Simak, M., 1966: Karyotype analysis of Larix griffithiana. *Hereditas* **56**: 137 — 141.

[26] Stebbins, G. L., 1957: Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York. 442 — 475.

[27] Sterling, C., 1949: Some feature in the morphology of Metasequoia. *Amer. Journ. Bot.* **36**: 461 — 471.